

## REMARQUES SUR L'ÉCOLOGIE ET L'ETHOLOGIE COMPAREES DES LÉMURIENS MALGACHES \*

par J. J. PETTER

*Laboratoire d'Ecologie du Museum National  
d'Histoire Naturelle, Brunoy*

Le groupe des Lémuriens était, à l'Eocène, largement répandu dans le monde. Il en existait en Europe; il y en avait aussi en Amérique du Nord, tels la plupart des représentants du groupe fossile des Notharctidés. Actuellement ces Prosimiens ne sont plus représentés que par le groupe des Lémuriformes, localisé à Madagascar, et par quelques espèces appartenant au groupe des Lorisiformes vivant en Afrique et dans le sud de l'Asie.

Aujourd'hui, ce sont les Lémuriens malgaches qui groupent le plus grand nombre d'espèces, et présentent, comme nous le verrons, la plus grande variété de types écologiques. Les Lémuriens africains et asiatiques au contraire, bien que répartis sur une aire géographique infiniment plus vaste, ne comptent que peu d'espèces qui peuvent toutes être rapportées à deux types écologiques principaux : les Lorisidae, grimpeurs et lents et les Galagidae, sauteurs et rapides.

Les découvertes paléontologiques n'ont malheureusement pas encore permis de préciser l'origine des Lémuriens malgaches et leurs rapports avec leurs ancêtres éocènes. On suppose qu'ils se sont diversifiés par radiation adaptative à partir d'une ou de plusieurs souches ancestrales, cette radiation ayant été facilitée par l'absence d'Anthropoidea compétiteurs.

C'est dans le but de préciser la spécialisation écologique des lémuriens actuels que nous avons entrepris nos recherches à Madagascar. Lors d'une mission d'un an, en 1956-1957, nous nous sommes intéressés plus particulièrement à deux espèces, le *Lemur macaco macaco*

---

\* Texte français original d'un rapport présenté au symposium sur *The Relatives of Man*, organisé par le New York Academy of Sciences, les 27 et 28 avril 1962.

et le *Propithecus verreauxi coquereli*. La première a été observée dans l'île de Nosy-Komba, sur la côte Nord-Ouest de Madagascar, et la seconde dans l'Ankarafantsika, à 100 km à l'Est de Majunga. Nous avons en outre recueilli le plus d'observations possible sur les autres formes rencontrées au cours de nos séjours en forêt. Nos observations de terrain ont été ensuite continuées sur certaines espèces que nous avons pu conserver en captivité à Paris, au laboratoire du Professeur Bourlière, dans le département de Physiologie de la Faculté de Médecine de Paris.

Avant de résumer nos observations sur l'écologie comparée des Lémuriens malgaches, nous rappellerons brièvement les caractéristiques des différents habitats de Madagascar.

*Les grandes régions naturelles de Madagascar.* Madagascar est située presque entièrement dans la zone tropicale ; on peut y distinguer cinq zones climatiques différentes :

1) La côte Est, soumise aux alizés, reçoit plus de 2.500 mm de pluie pendant l'année ; sa température moyenne est de 24° C.

La végétation de cette région varie avec l'altitude qui augmente rapidement d'Est en Ouest ; elle est constituée de très nombreuses espèces endémiques. La faune de cette forêt encore immense est très intéressante par sa richesse, mais elle est difficile à étudier car la densité de population des diverses formes est toujours assez faible. Nous avons fait plusieurs séjours dans cette région au centre et au nord de l'île.

2) La région des plateaux comprend tout l'intérieur de l'île et est située à une altitude supérieure à 700 m. Le climat y est tempéré et les chutes de pluies varient entre 1.000 et 1.900 mm. Cette région, jadis en majeure partie couverte de forêts, est aujourd'hui presque entièrement déboisée ; elle présente peu d'intérêt pour l'étude des Lémuriens ; cependant on trouve encore quelques espèces sur sa bordure orientale.

3) La région du Sambirano et Nosy-Bé sont caractérisées par des pluies presque aussi abondantes que sur la côte orientale ; la flore y présente une grande analogie avec celle de cette dernière région. C'est là que nous avons pu observer le *Lemur macaco macaco*.

4) La région de l'Ouest reçoit une quantité de pluie annuelle variant de 1.500 mm au Nord à 3.000 mm au Sud. La température moyenne diminue de 27° C envi-

ron au Nord à 24° C au Sud. La division de l'année en deux saisons est très tranchée, et la végétation y est beaucoup plus variée qu'ailleurs. Dans certaines zones forestières, nous avons pu observer sept espèces de Lémuriens vivant sur une faible superficie : c'est à notre avis, la région de Madagascar la plus riche en espèces animales ; malheureusement, l'avenir de la forêt, et par conséquent de la faune, y est très menacé.

5) La région du Sud est caractérisée par des pluies très variables, mais ne dépassant pas 750 mm. Les périodes de sécheresse peuvent durer plusieurs mois. La flore et la faune sont adaptées aux conditions de cette région.

*Types de végétation et répartition des Lémuriens.*  
On peut grossièrement considérer trois types forestiers principaux : la forêt humide de l'Est et du Sambirano, la forêt de l'Ouest, plus sèche, avec des saisons plus tranchées, et la forêt sèche du Sud.

Ces trois types forestiers sont caractérisés par des flores différentes, mais le peuplement de Lémuriens semble influencé plutôt par le climat que par la composition de la végétation ; ceci apparaît bien dans le tableau I, où les différentes espèces sont classées en fonction de leur habitat dans les trois types forestiers nommés plus haut.

Sur ce tableau, nous pouvons remarquer la très large répartition des genres *Microcebus*, *Lepilemur*, *Lemur*, et *Propithecus*.

Nous avons effectivement trouvé des *Microcebus murinus* dans toutes les régions de Madagascar ; le genre *Lepilemur* est également représenté par des espèces et sous-espèces dans toutes les forêts sèches ou humides de l'île. Le genre *Lemur*, dans son ensemble, est aussi très largement représenté. Si l'on groupe les *Lemur fulvus* et les *Lemur macaco* (en considérant toutes les sous-espèces de *L. fulvus* comme des sous-espèces de *L. macaco*, selon les lois de la priorité nominale), on peut considérer que le *L. macaco* se rencontre dans presque toutes les forêts sauf dans le Sud. Les autres espèces de *Lemur* sont par contre beaucoup plus localisées.

Le genre *Propithecus* avec ses deux espèces, *P. diadema* et *P. verreauxi*, d'ailleurs assez peu différentes, est lui aussi représenté dans la presque totalité des forêts malgaches. On peut observer une grande variabilité de la couleur du pelage dans ce genre qui, du Nord au Sud et d'Est en Ouest, se différencie en plusieurs formes.

Certains autres Lémuriens, par contre, sont étroite-

Tableau I

Répartition des espèces de Lémuriens dans les divers types forestiers malgaches

	Forêt humide de l'Est	Forêt humide du Sambirano	Forêt de l'Ouest	Forêt sèche du Sud
<i>Microcebus murinus</i> .....	+	+	+	+
<i>Microcebus coquereli</i> .....			?	
<i>Cheirogaleus major</i> .....	+			
<i>Cheirogaleus medius</i> .....			+	
<i>Cheirogaleus trichotis</i> .....	?			
<i>Phaner furcifer</i> .....		+	+	
<i>Lepilemur mustelinus</i> .....	+	+	+	+
<i>Varecia variegatus</i> .....	+			
<i>Lemur macaco macaco</i> .....		+		
<i>Lemur macaco fulvus</i> .....	+		+	
<i>Lemur mongoz</i> .....			+	
<i>Lemur catta</i> .....				+
<i>Lemur rubriventer</i> .....	+			
<i>Hapalemur griseus</i> .....	+			
<i>Hapalemur simus</i> .....	+			
<i>Indri indri</i> .....	+			
<i>Propithecus verreauxi</i> .....			+	+
<i>Propithecus diadema</i> .....	+			
<i>Avahi laniger</i> .....	+		+	
<i>Daubentonia madagascariensis</i> .....	+	+		

ment localisés : c'est le cas, en particulier, de l'Indri qu'on ne rencontre que dans la moitié Nord de la forêt de l'Est.

*Types de locomotion.* Dans le tableau II, nous avons classé les Lémuriens selon la nature du support sur lequel ils se déplacent habituellement dans la forêt. Tous sont arboricoles, mais certains préfèrent les branches ou les troncs verticaux, alors que d'autres fréquentent les branches grosses ou moyennes plus ou moins horizontales, et d'autres enfin les petites branches.

Les *Lemur*, *Varecia*, *Hapalemur* et *Daubentonia*, comme les *Cheirogaleinae*, se déplacent sur les grosses branches horizontales; leur corps reste horizontal, et leur queue leur sert souvent de balancier. Les *Lemur*, *Hapalemur* et *Varecia* s'agrippent aux branches avec leurs doigts; les *Daubentonia* ont une prise plus solide grâce à leurs puissantes griffes; les *Cheirogaleinae*, et surtout les *Cheirogaleus* se déplacent souvent sur les arbres en suivant les grosses branches sur lesquelles ils marchent comme le feraient à terre de petits quadrupèdes.

Les petites branches sont le domaine des *Microcebus* qui peuvent, grâce à leur faible poids, grimper dans les plus fines ramifications des arbres et des buissons.

Les *Lepilemur* et les *Indridae* ont un mode de déplacement particulier : ils sautent de tronc en tronc, leur corps restant à peu près constamment en position verticale. Leur queue ne leur est d'aucune utilité pendant le saut; l'Indri, le plus grand d'entre eux, en est d'ailleurs presque entièrement dépourvu.

Les Lémuriens malgaches utilisent donc les deux types de locomotion suivants :

1) un type généralisé dans lequel le corps reste horizontal, malgré la variété des postures, quand l'animal marche, court et saute d'une branche à une autre. De tels animaux sont capables de se mouvoir avec la même aisance dans presque tous les milieux; ils sont même capables de nager à la manière d'un chien.

2) un type spécialisé, où le corps vertical se déplace presque uniquement par sauts d'un support vertical à un autre; ce type est très désavantagé par rapport à l'autre; il serait incapable de nager selon les dires des autochtones.

Il est intéressant de remarquer que c'est chez ce dernier type, au corps vertical, que la main est la plus

Tableau II

Supports préférés (+, habituel; O, occasionnel) par différentes espèces de Lémuriens

	Branches horizontales grosses et moyennes	Petites branches	Troncs et branches verticales
<i>Microcebus murinus</i> .....	+	+	
<i>Cheirogaleus major</i> .....	+	O	
<i>Cheirogaleus medius</i> .....	+	O	
<i>Phaner furcifer</i> .....	+	+	
<i>Lepilemur mustelinus</i> .....	O		+
<i>Varecia variegatus</i> .....	+		
<i>L. macaco</i> , <i>L. mongoz</i> , <i>L. catta</i> et <i>L. rubriventer</i> .....	+		
<i>Hapalemur griseus</i> .....	+		+
<i>Indri indri</i> .....	O		+
<i>Propithecus verreauxi</i> et <i>P. diadema</i> ....	O		+
<i>Avahi laniger</i> .....	O		+
<i>Daubentonia madagascariensis</i> .....	+		

spécialisée : elle est très allongée et peu apte aux manipulations fines, contrairement à celle du premier type.

Tous les Lémuriens peuvent exceptionnellement se déplacer à terre; les *Lemur* sont peut-être les mieux adaptés à ces déplacements, grâce à leur position quadrupède. Les *Lemur catta* sont renommés pour être les plus « terrestres » de tous; ils vivent cependant, comme les autres, le plus souvent dans les arbres.

Lorsqu'ils descendent, exceptionnellement, sur le sol, les Propithèques se déplacent par sauts successifs, avec le corps vertical, et les bras relevés au niveau de la tête.

Chez aucun Lémurien nous n'avons observé de tendance à fréquenter plutôt tel niveau que tel autre dans les arbres.

*Rythmes d'activité.* Dans le tableau III, nous avons réparti les Lémuriens malgaches suivant leur période d'activité nyctémérale : diurne, nocturne, ou crépusculaire.

Les Cheirogaleinae sont essentiellement nocturnes; dès la nuit tombée, ils sortent de l'abri, trou d'arbre ou nid de feuillage, où ils ont passé le jour; ils y retournent dès les premières lueurs de l'aube.

Les Lemurinae sont crépusculaires. Le *Lepilemur* fait exception parmi eux : il passe la journée roulé dans un trou d'arbre ou au milieu du feuillage, et ne devient actif qu'à la nuit tombée. Les *Lemur* passent, le plus souvent, la journée roulés en boule au milieu du feuillage; ils se réveillent de temps en temps pour changer de position, mais ils ne sont actifs que tôt le matin ou tard le soir; ils dorment en général la nuit.

Les Indridae comprennent deux genres purement diurnes et un genre nocturne. Le *Daubentonia* enfin est nocturne, et passe le jour dans un nid de feuillage qu'il construit près du sommet d'un arbre.

A ce rythme d'activité journalier, peut s'ajouter, chez certaines espèces, un rythme annuel plus ou moins marqué. C'est le cas de *Microcebus murinus*, *Cheirogaleus major*, et surtout *Cheirogaleus medius*. Ces animaux ont tous la possibilité d'amasser des réserves de graisse, surtout dans la queue qui devient très grosse chez *Cheirogaleus medius*. Selon les autochtones, les Cheirogales s'endorment à la saison la plus fraîche quand ils sont gras; nos animaux captifs ont montré à plusieurs reprises des phases d'engourdissement durant parfois plus d'un mois.

Tableau III

Période d'activité (+, habituelle ; O, occasionnelle) de divers Lémuriens malgaches.

	Diurne	Crépusculaire	Nocturne
<i>Microcebus murinus</i> .....		O	+
<i>Cheirogaleus major</i> .....			+
<i>Cheirogaleus medius</i> .....			+
<i>Phaner furcifer</i> .....			+
<i>Lepilemur mustelinus</i> .....			+
<i>Varecia variegatus</i> .....	O	+	
<i>Lemur macaco</i> , <i>L. mongoz</i> ; <i>L. rubriventer</i> et <i>L. catla</i> .....	O	+	O
<i>Hapalemur griseus</i> .....	O	+	O
<i>Indri indri</i> .....	+		
<i>Propithecus verreauxi</i> et <i>P. diadema</i> ....	+		
<i>Avahi laniger</i> .....			+
<i>Daubentonia madagascariensis</i> .....			+



*Régime.* Nous avons, dans le tableau IV, réparti les divers Lémuriens malgaches suivant leurs préférences alimentaires en opposant les espèces à régime spécialisé à celles à régime très varié.

1) Animaux à régime varié : Ce sont les Lémuriens que nous avons considéré comme généralisés au point de vue de leur locomotion qui semblent également être les moins spécialisés au point de vue alimentaire. Une nette prédominance insectivore se remarque chez *Daubentonia* et *Microcebus murinus*, tandis que *Phaner* et *Cheirogaleus* sont à tendance plus frugivore; les *Lemur*, *Varecia*, et *Hapalemur* ont un régime nettement plus végétarien, et mangent souvent des feuilles et des fleurs. Les *Lemur* ne semblent jamais s'attaquer à des proies animales dans la nature.

A part les *Lemur*, *Varecia*, et *Hapalemur*, qui paraissent ainsi faire transition avec le groupe suivant, aucun de ces animaux ne se nourrit de feuilles. Ils recherchent les jus sucrés : c'est ainsi que *Microcebus murinus* en captivité mordille les pétioles de bambous et lèche les fleurs; ils sont également friands de miel, et en font certainement une assez grande consommation dans la forêt où les nids d'abeilles sauvages sont fréquents.

2) Animaux à régime spécialisé : Les *Lepilemur* et *Indridae*, plus spécialisés au point de vue de leur locomotion, semblent également moins éclectiques au point de vue du régime; comme les *Lemur*, ils recherchent les fruits, mais leur alimentation est principalement composée de feuilles, de bourgeons et d'écorces. Il semble même qu'une certaine quantité d'écorce soit nécessaire dans leur alimentation pour les maintenir en bonne santé en captivité, ce qui n'est jamais le cas pour les *Lemur*.

*Types de groupements sociaux.* On peut observer chez les Lémuriens de Madagascar une assez grande variation dans les types de groupements sociaux. Malgré la grande difficulté d'une telle étude, particulièrement pour les espèces nocturnes, il semble que l'on puisse distinguer : des animaux vivant le plus souvent solitaires, des animaux vivant en groupements familiaux, et des animaux vivant en groupes sociaux plus complexes.

Parmi les espèces « solitaires », on peut faire figurer le *Daubentonia madagascariensis*, animal nocturne qui se déplace généralement seul sur les branches, à la recherche de sa nourriture; aucun groupement, en dehors de la réunion de la femelle et de son jeune, n'a jamais

Tableau IV

Régime alimentaire de quelques Lémuriens malgaches

	Insectes ou autres petites proies animales	Fruits et Fleurs	Végétaux Feuilles	Ecorces	Espèces ± omnivores en captivité
<i>Microcebus murinus</i> .....	+++	+			+
<i>Microcebus coquereli</i> .....	?	?			
<i>Cheirogaleus major</i> .....	+	+++			+
<i>Cheirogaleus medius</i> .....	+	+++			+
<i>Cheirogaleus trichotis</i> .....	?	?			
<i>Phaner furcifer</i> .....	++	++			+
<i>Lepilemur mustelinus</i> .....		+	+++	+	
<i>Varecia variegatus</i> .....		++	++		+
<i>Lemur macaco</i> .....		++	++		+
<i>Lemur mongoz</i> .....		++	++		+
<i>Lemur catta</i> .....		++	++		+
<i>Lemur rubriventer</i> .....		++	++		+
<i>Hapalemur griseus</i> .....		++	++		+
<i>Indri indri</i> .....		+	+++	+	
<i>Propithecus verreauxi</i> et <i>P. diadema</i> .		+	+++	+	
<i>Avahi laniger</i> .....		+	+++	+	
<i>Daubentonia madagascariensis</i> .....	+++	+			+

été observé ni signalé par les indigènes. Le *Lepilemur*, autre Lémurien nocturne, paraît lui aussi être un animal relativement solitaire; il existe, dans la forêt, de petits « centres de peuplement », où les animaux vivent non loin les uns des autres sans pour autant former habituellement des groupes (sauf dans le cas de la mère et de son jeune). Comme pour *Daubentonia*, certains cris doivent peut-être être interprétés comme des avertissements pour éviter les rapprochements.

Il semble que l'on puisse faire figurer au moins provisoirement dans cette catégorie, l'ensemble des Cheirogaleinae, animaux tous nocturnes, que l'on voit se déplacer le plus souvent seuls dans la forêt. Nous avons pu observer cependant chez le *Microcebus murinus*, certains cas de groupements de sommeil, qu'il est difficile d'interpréter, et il est possible que chez cet animal une ébauche de sociabilité existe dans certaines circonstances.

Parmi les animaux vivant en groupes familiaux (mâle + femelle + jeunes) on peut faire figurer tous les Indridae : *Propithecus*, *Indri* et *Avahi* ne sont vus qu'exceptionnellement isolés, et se rencontrent le plus souvent par petits groupes familiaux comprenant un mâle et une femelle adultes et un ou deux jeunes. Chez *Propithecus verreauxi coquereli*, nous avons vu exceptionnellement des groupes plus importants, représentant peut-être l'ébauche d'une société plus complexe; cependant aucun d'entre eux ne comprenait, lors de la période de reproduction, plus d'une femelle avec son jeune.

On peut aussi classer dans cette catégorie le *Varecia variegatus* et *Haplemur griseus*, qui, d'après nos observations et le témoignage des indigènes ne formeraient jamais que de petits groupes de deux à cinq individus.

Dans une troisième catégorie (groupe plus complexe comportant plusieurs mâles et femelles adultes), nous pouvons grouper le *Lemur macaco* avec ses sous-espèces, le *Lemur catta*, le *Lemur mongoz*, et le *Lemur rubriventer*. Chez ces espèces, l'importance des groupes est variable, mais, le plus souvent, ils dépassent largement celle d'un groupe familial. Ils comprennent généralement plusieurs mâles et plusieurs femelles adultes, qui, en mai, sont souvent vus couchés par couples, au milieu du groupe, se léchant ou dormant l'un contre l'autre pendant toute une journée. Nous n'avons cependant pas pu recueillir suffisamment d'observations pour savoir si ces couples sont longtemps stables. Il nous semble certain que dans un groupe moyen, plusieurs mâles sont sexuellement actifs en même temps.

C'est sur le *Lemur macaco macaco*, dont le pelage a une couleur différente dans les deux sexes ce qui facilite les observations, que nous avons pu obtenir le plus de renseignements. Ces études que nous avons faites sur les populations de l'îlot de Nosy-Komba et de la réserve de Lokobe à Nosy-Bé, nous ont permis de distinguer des groupes élémentaires diurnes et des groupes nocturnes plus importants, formés par la réunion de 2 ou 3 groupes élémentaires diurnes qui se rassemblaient tous les soirs.

Il existe en général deux ou trois jeunes de l'année par groupe élémentaire ; ces groupes sont stables, semble-t-il, au cours de l'année. Il y a une nette disproportion entre le nombre des mâles et celui des femelles, celles-ci étant presque toujours moins nombreuses : par exemple, six groupes contenaient, au total, en novembre, 33 mâles adultes et 29 femelles adultes.

Nos observations sur le *Lemur macaco fulvus*, près du lac Ampijoroa dans la forêt de l'Ankarafantsika coïncident avec celles que nous avons faites sur le *Lemur macaco macaco*. Dans cette région, la forêt est facilement pénétrable ; ce *Lemur* est cependant difficile à étudier, car il ne présente pas de dichromatisme sexuel net : la composition des groupes est, de ce fait, très difficile à établir.

*Espace vital et territoire.* Certains Lémuriens malgache, *Lemur* et *Propithecus*, ont un espace vital nettement limité et défendu contre les incursions de leurs congénères. Chez les autres, nocturnes ou d'étude difficile, nos observations sont moins convaincantes, et nous ne pouvons que supposer l'existence d'un semblable comportement territorial.

Nous avons distingué dans les populations de *Lemur macaco macaco* de Nosy-Komba des groupes élémentaires et des groupes plus vastes formés par la fusion de plusieurs groupes élémentaires sur des dortoirs nocturnes fixes. Dès les premières lueurs du jour, chaque groupe élémentaire se rend en forêt en utilisant un trajet particulier sur son propre espace vital (home range). Ce n'est qu'exceptionnellement, quand les occupants sont absents, que les animaux d'un groupe pénètrent dans l'espace vital d'un autre ; nous avons assisté souvent, le soir ou le matin très tôt, à des rencontres et à des contestations en bordure des espaces vitaux respectifs.

L'étendue de l'espace vital varie selon que le groupe a à effectuer un trajet plus ou moins long entre la forêt et son lieu de rassemblement nocturne. Les déplacements se font avec une grande régularité, les animaux quittant

leurs lieux de rassemblement dès les premières lueurs du jour pour n'y revenir qu'à la nuit tombante.

Tous les Lemurs « marquent » intensément ce qui les entoure. Les *Lemur macaco macaco*, comme les *Lemur macaco fulvus*, ont l'habitude de frotter les branches avec leur poignet ou leur main; ils « marquent » également avec leur urine ou leurs excréments, dont ils peuvent imprégner leurs pattes ou même le sommet de leur tête. Le *Lemur catta* et l'*Hapalemur griseus* possèdent des glandes spéciales sur l'avant-bras et à l'aisselle du bras, dont ils utilisent également la sécrétion pour le marquage.

Parmi les nombreux cris des *Lemur*, certains paraissent avoir une nette signification territoriale : ce sont les cris aigus émis à l'unisson par tous les individus d'un groupe, ainsi que certains cris tremblés que nous avons souvent entendus chez le *Lemur macaco* lors de l'arrivée d'un autre groupe.

Parmi les Indridae, les Propithèques que nous avons particulièrement étudiés semblent montrer aussi un comportement territorial assez net. La région de forêt située près du lac Ampijoroa, dont nous avons parlé, se prêtait bien à l'étude des territoires de *Propithecus verreauxi coquereli*; la forêt y est riche, mais d'aspect varié : certaines zones ont une végétation moins dense à cause d'anciennes coupes ou simplement de la nature du sol.

Les groupes y étaient fidèles à certaines portions de forêt dont la superficie paraissait fonction de la richesse alimentaire du milieu ; ils ne s'en écartaient qu'exceptionnellement. La densité de peuplement était forte quand la forêt était épaisse, et plus faible quand la forêt était clairsemée.

Les espaces vitaux ainsi délimités correspondent-ils à de véritables territoires dont l'accès est interdit aux groupes voisins ? On peut le penser, car, selon les indigènes, les Propithèques se livrent parfois de furieux combats. Nous n'avons jamais observés nous-mêmes ces luttes, mais nous avons constaté que tous les mâles de plus de 2 ans, et parfois les femelles, avaient les oreilles plus ou moins déchirées : la forme de ces entailles nous permettait même d'identifier avec certitude les membres des différents groupes.

En outre, certains indices nous incitent à penser qu'il existe des limites qu'un groupe ne franchit pas volontiers : en bordure du lac, nous avons essayé, à plusieurs reprises de faire sortir une troupe de sa zone habituelle, sans y parvenir; comme acculés à une barrière invisible, les animaux préféraient revenir en arrière

et passer rapidement par-dessus l'observateur. Nous avons aussi, plusieurs jours de suite, observé le manège de deux groupes qui se faisaient face toujours au même endroit de la forêt, de part et d'autre d'une frontière virtuelle située entre deux arbres; lorsqu'un animal d'un de ces groupes tentait de franchir la limite, il était immédiatement poursuivi par ceux de l'autre groupe qui l'obligeaient à s'en aller. Ainsi, bien que nous ne puissions apporter la preuve d'un comportement territorial certain, l'ensemble de ces observations nous le fait considérer comme probable.

Nous avons observé chez les Propitèques, un net comportement de marquage, comme chez les Lemurs. Nous avons pu remarquer une glande située sous le menton des mâles, et nous avons observé ces animaux se frottant fréquemment le cou sur les troncs d'arbres. Il existe aussi chez eux des signaux auditifs en rapport semble-t-il avec le territoire : ce sont des séries d'aboielements très sonores, émis avec ensemble par les individus d'un groupe.

Nous n'avons pu recueillir aucun renseignement précis sur l'existence d'un domaine vital chez les autres Indridae; il semble cependant que les différents groupes d'*Indri indri* soient liés chacun à une région de la forêt dont ils ne s'écartent pas. Ils ne paraissent pas posséder des glandes particulières utilisées pour le marquage, mais il est possible que les hurlements puissants qu'ils émettent soient en rapport avec la défense ou la signalisation d'un territoire. Les régions de la forêt de l'Est où nous avons entendu un grand nombre de cris, ont un paysage valonné plus ou moins rocheux; il semble qu'il n'y ait qu'un groupe par colline, se tenant en général au repos près de la crête.

Les *Avahi laniger* possèdent des glandes cutanées particulières, paires, situées au niveau de l'angle du maxillaire inférieur, et existant dans les deux sexes. Ces animaux émettent aussi, la nuit, des sifflements aigus presque inaudibles pour l'homme, et qui ont peut-être un rôle de signalisation territoriale.

Nous soupçonnons l'existence d'un territoire chez le *Daubentonia* qui se construit un nid et que nous avons observé évoluant solitaire dans la forêt, et émettant à intervalles réguliers un signal sonore auquel semblaient répondre d'autres individus de loin en loin. Nous avons observé, chez cette espèce, un combat entre un individu que nous avons chassé loin de son nid et un autre individu.

Les *Lepilemur* se déplacent la nuit, isolément, cha-

cun dans un périmètre restreint autour de son nid, et d'après nos observations au « télescope à rayons infrarouges », chacun de ces espaces ne semble fréquenté que par un individu ou par une femelle avec son jeune. Nous ne savons pas s'il est possible d'identifier ces zones à de véritables territoires au sens strict. Le peu d'activité de ces animaux les rend difficilement comparables aux autres Lémuriens.

Les Cheirogaleinae enfin, tous nocturnes, semblent être assez dispersés dans la forêt, et il existe généralement une certaine intolérance entre les adultes. En captivité, il est cependant possible de grouper sans danger plusieurs animaux adultes en prenant quelques précautions.

*Le Microcebus murinus* nous a montré, en captivité, un comportement voisin, bien que plus discret, de celui qu'a observé Eibl-Eibesfeldt chez le *Galago*. L'animal urine sur un support horizontal, ce qui mouille l'un de ses pieds; il frotte alors une ou deux fois le dessous de celui-ci avec la main du même côté. Un mâle très excité sexuellement laisse fréquemment couler quelques gouttes d'urine sur un support, puis y frotte ensuite les poils de son scrotum.

Un autre type de marquage a été observé en captivité chez *Cheirogaleus major* et *Cheirogaleus medius* : ces animaux ont l'habitude d'étaler leurs excréments sur les branches en y frottant leur région anale. En forêt, nous avons remarqué que les hautes branches d'un gros arbre fréquemment visité par les *Cheirogaleus major* étaient complètement enduites d'excréments.

D'autre part, ces espèces émettent des cris particuliers, le soir; ces cris sont très aigus, poussés à intervalles réguliers, par les femelles aussi bien que par les mâles; ils sont différents des cris émis lors des excitations sexuelles et semblent sans rapport avec la reproduction.

Nous avons séjourné dans une forêt du Sambirano, habitée par un grand nombre de *Phaner furcifer*. Les animaux étaient toujours isolés et poussaient des cris réguliers, à intervalles rapprochés, et se répondaient de loin en loin; il se peut que ces cris aient un rôle de signalisation territoriale.

*Comportement reproducteur.* L'activité sexuelle des Lémuriens malgaches, contrairement à celle de la plupart des Primates supérieurs étudiés jusqu'à maintenant, est très nettement saisonnière. L'appareil génital mâle augmente de volume en période de reproduction.

L'activité génitale des femelles a été étudiée chez

*Microcebus murinus* et *Cheirogaleus major* : on observe lors de chaque saison de reproduction une succession de cycles œstriens de durée comparable à ceux des Primates supérieurs mais sans menstruation. D'autre part, chez les *Cheirogaleinae*, comme chez les *Galagidae*, il existe une fermeture périodique de la vulve, entre les œstrus.

La durée de gestation est longue, le nombre des jeunes est faible, et ceux-ci naissent dans un état de développement avancé. Les *Lemurinae* et *Indrinae* qui n'ont qu'un jeune s'opposent aux *Cheirogaleinae* qui en ont deux ou trois, naissant dans un état moins avancé. La maturité sexuelle est beaucoup plus tardive chez les premiers que chez les seconds.

Les relations entre parents et jeunes à la naissance sont très variables suivant les espèces. Chez les *Cheirogaleinae*, le jeune, relativement peu développé à la naissance, est déposé dans un nid ; il en est de même chez deux *Lemurinae* : *Varecia* et *Hapalemur*. Lorsque la mère veut transporter son jeune, elle le prend avec la bouche.

*Conclusions.* Les observations que nous venons de rapporter brièvement montrent que la plupart des Lémuriens malgaches, bien que fréquentant parfois un même habitat, ont néanmoins des rythmes d'activité, des types de locomotion, des préférences alimentaires et des types d'organisation sociale dissemblables, qui leur évitent ainsi de rentrer mutuellement en compétition. Autrement dit, ils occupent généralement des niches écologiques différentes.

Il existe cependant un certain nombre d'exceptions à cette règle. Dans l'Ankarafantsika, par exemple, le *Lepilemur mustelinus ruficaudatus* et l'*Avahi laniger* vivent au même endroit, bien qu'ils aient le même rythme d'activité, le même mode de locomotion, et que tous deux se nourrissent de feuilles et de fruits. Les deux semblent cependant rares, surtout le second.

La même remarque s'applique aussi dans l'Est de Madagascar, pour l'*Indri indri* et le *Propithecus diadema*, tous deux diurnes et de mœurs comparables.

Plusieurs espèces de *Lemur*, à faible densité de population, peuvent également cohabiter dans le même endroit, sans rentrer cependant en compétition apparente. Toujours dans la forêt de l'Ankarafantsika, on rencontre fréquemment, à proximité les uns des autres (en particulier près du lac Ampijoroa) des troupes de *Lemur macao fulvus* et de petites bandes de *Lemur mongoz*.



Dans le Sud-Est de Madagascar, près d'Ivohibe, le *Lemur catta* coexiste avec le *Lemur macaco rufus*. Dans d'Est de l'île, près de Périnet, vivent apparemment ensemble, le *Lemur macaco fulvus*, le *Lemur rubriventer*, le *Varecia variegatus* et l'*Hapalemur griseus*. Dans le Sud de Madagascar, on peut rencontrer dans la même forêt le *Propithecus verreauxi majori*, très localisé, et le *Propithecus verreauxi verreauxi*. Peut-être existe-t-il entre ces diverses formes des différences écologiques trop subtiles pour qu'une reconnaissance écologique rapide comme la nôtre ait pu les mettre en évidence ? C'est ce que de nouvelles observations de terrain devraient préciser.

## APPENDICE

### CARTES DE REPARTITION DES LEMURIENS MALGACHES

établies par J.J. PETTER et A. PETTER-ROUSSEAUX

Les parties en noir représentent les endroits où il reste encore une forêt habitable par les Lémuriens. Les Cheirogaleinae pouvant vivre dans certains régions plus ou moins dégradées, leur aire de répartition est, de ce fait, plus vaste.

### BIBLIOGRAPHIE

Le lecteur trouvera la bibliographie détaillée et l'exposé complet des travaux des auteurs dans les deux monographies suivantes :

PETTER, J.J. (1962). — Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Lémuriens malgaches. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, A, 27, pp. 1-146, 26 pl.

PETTER-ROUSSEAUX, A. (1962). — Recherches sur la biologie de la reproduction des Primates inférieurs. *Mammalia*, 26, Supplément 1, pp. 1-88, 7 pl.

Légende de la planche ci-contre : à gauche, *Phaner furcifer*. A droite, *Avahi laniger*. Ces photographies, comme celles de la planche suivante, sont de J.J. Petter.

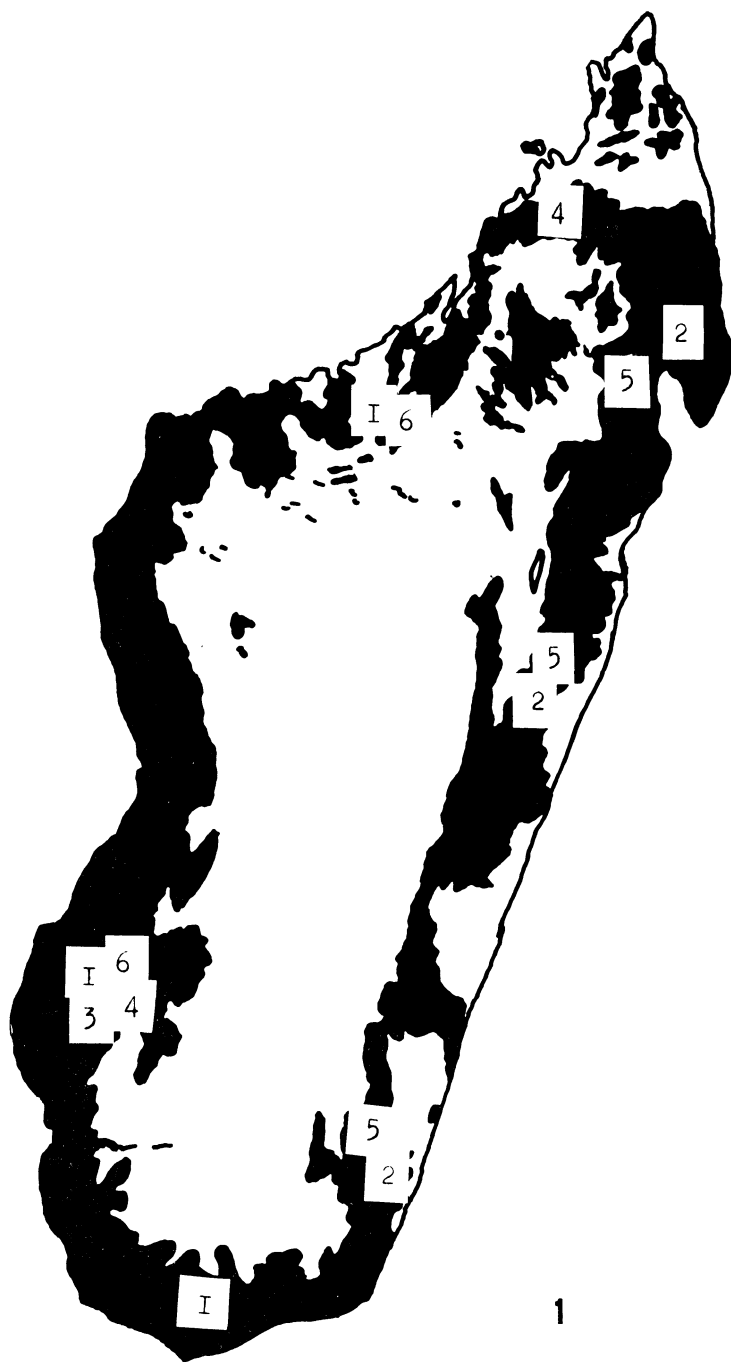




Ci-dessus, nid de *Microcebus murinus* à  
Maroantsetra.

Ci-dessous, *Haplemur griseus* grim pant  
sur un tronc.





Carte 1. — CHEIROGALEINAE.

1. *Microcebus murinus murinus*. — 2. *Microcebus murinus rufus*. — 3. *Microcebus coquereli*. — 4. *Phaner furcifer*. — 5. *Cheirogaleus major*. — 6. *Cheirogaleus medius*.



Carte 2. — Genre LEPILEMUR.

1. *Lepilemur mustelinus mustelinus*. — 2. *Lepilemur mustelinus microdon*. — 3. *Lepilemur mustelinus leucopus*. — 4. *Lepilemur mustelinus ruficaudatus*. — 5. *Lepilemur mustelinus dorsalis*.



Carte 3. — Genres HAPALEMUR et VARECIA.

1. *Varecia variegatus*. — 2. *Hapalemur griseus*. — 3. *Hapalemur simus*.



Carte 4. — Genre LEMUR.

1. *Lemur macaco macaco*. — 2. *Lemur macaco flavifrons*. — 3. *Lemur macaco sanfordi*. — 4. *Lemur macaco albifrons*. — 5. *Lemur macaco fulvus*. — 6. *Lemur macaco collaris*. — 7. *Lemur macaco rufus*. — 8. *Lemur mongoz mongoz*. — 9. *Lemur mongoz coronatus*. — 10. *Lemur catta*. — 11. *Lemur rubriventer*.



Carte 5. — PROPITHEQUES.

1. *Propithecus verreauxi verreauxi*. — 2. *Propithecus verreauxi majori*. — 3. *Propithecus verreauxi deckenii*. — 4. *Propithecus verreauxi coronatus*. — 5. *Propithecus verreauxi coquereli*. — 6. *Propithecus diadema diadema*. — 7. *Propithecus diadema edwardsi*. — 8. *Propithecus diadema candidus*.





Carte 6. — Genres DAUBENTONIA et INDRI.  
1. *Daubentonia madagascariensis*. — 2. *Indri indri*.